中国古生代化石昆虫研究回顾

顾俊杰[1,5], 岳艳丽[2,5,*], 温万成[3], 宗立一[3], 任 东[4]
(1. 北方民族大学生物科学与工程学院, 银川 750021; 2. 宁夏大学生命科学学院, 银川 750021;
3. 宁夏回族自治区地质博物馆, 银川 750021; 4. 首都师范大学生命科学学院, 北京 100048;
5. 中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008)

摘要: 自林启彬先生 1978 年命名了我国第一个古生代昆虫至今, 中国学者共发表 20 余篇分类学论著, 描述鉴定我国古生代昆虫共 61 种, 归属于 9 目(总目)。这些标本分布于西北、西南、华东等 9 省区, 其中石炭纪 47 种, 二叠纪 14 种。本文统计了我国已发现的古生代化石昆虫属种名录以及它们的分布和地质年代, 总结了国内古生代化石昆虫当前的研究状况和发展趋势, 并分析了研究中存在的问题。其中关于化石昆虫普遍存在的脉序差异问题需给予足够的重视, 高级阶元的建立应更加慎重。研究表明我国古生代昆虫已经高度分异, 古翅类、新翅类均已出现, 且代表着有翅昆虫辐射演化的重要阶段。

关键词: 化石昆虫; 有翅昆虫; 分类; 古生代; 石炭纪; 二叠纪; 中国
中图分类号: Q961 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2014)01-0123-10

A review of researches on Palaeozoic insects in China

GU Jun-Jie[1,5], YUE Yan-Li[2,5,*], WEN Wan-Cheng[3], ZONG Li-Yi[3], REN Dong[4] (1. College of Biological Science and Engineering, North University of Nationalities, Yinchuan 750021, China; 2. College of Life Sciences, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 3. Ningxia Geology Museum, Yinchuan 750021, China; 4. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China; 5. State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: Since Mr. Lin Qibin described the first Palaeozoic insect of China in 1978, more than 20 contributions of the Palaeozoic insects in China have appeared. Sixty-one species assigned to 9 orders (and/or superorders) were described. Among them, 47 species came from Carboniferous and 14 species from Permian. All the fossil specimens were found from 9 provinces distributed in northwestern, southwestern and eastern China. In this article, a list of Chinese described Palaeozoic insect species with their distribution and geological age data is provided, an investigation and review of the current knowledge and research of Chinese Palaeozoic insects is summarized, and the problems in the study are analyzed. Among them, the variation on wing venation of fossil insects and the erection of high rank taxa should be given sufficient attention. The current results demonstrate that the Palaeozoic insects in China have been highly diverse and represent an important stage of evolutionary radiation of Pterygota with the appearance of Palaeoptera and Neoptera.

Key words: Fossil insects; Pterygota; taxonomy; Palaeozoic; Carboniferous; Permian; China

在生命演化历史中昆虫是一类十分古老的生物, 目前为止, 发现的最早的、有确切记录的化石昆虫, 可以追溯到约 4 亿年前苏格兰早泥盆世时期的弹尾虫 *Rhyniognatha* (Carpenter, 1992; Grimaldi and Engel, 2005)。Engle 和 Grimaldi (2004) 根据 *Rhyniognatha hirsti* 的口器形态, 对其重新解释认为它是最古老的"外颚类"昆虫, 表明有翅昆虫很有可能在泥盆纪早期就已经出现。此后 Garrouste 等 (2012) 在英国《自然》杂志报道了一种来自泥盆纪的化石节肢动物 *Strudiella devonica*, 认为这是目前

基金项目: 国家自然科学基金项目(31360525, 41302002, 41272006); 现代古生物学和地层学国家重点实验室资助项目(123112); 国家民委重点实验室项目(2012SY03); 宁夏自然科学基金项目(NZ13091, NZ12286)
作者简介: 顾俊杰, 男, 1983 年 6 月生, 宁夏银川人, 博士研究生, 讲师, 研究方向为昆虫分类与系统学, E-mail: orthoptera_gu@aliyun.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yyl2891@gmail.com
收稿日期 Received: 2013-11-19; 接受日期 Accepted: 2014-01-02

泥盆纪发现的最完整的昆虫，但 Hörnschemeyer 等(2012)对此结论持有疑问。但毫无疑问石炭纪早期，乃至泥盆纪时期是有翅昆虫起源演化的最重要时期。目前为止，最早的确切的有翅昆虫化石是发现于捷克 Silesian 盆地纳缪尔 A 期(Namurian A/E1，约 324 Ma)的古直翅总目(Archaeorthoptera)昆虫，和德国 Bitterfeld 早石炭世巴什基尔阶早期(Early Bashkirian)的古网翅目昆虫 *Delitzschala bitterfeldensis* (Branckmann and Schneider，1996；Prokop *et al.*，2005)。至石炭纪晚期，大量的有翅昆虫已经开始出现，是有翅昆虫起源、辐射的重要时期。此时古翅类(Palaeoptera)和新翅类(Neoptera)昆虫均已出现，并已广泛分布在欧洲(比利时、波兰、德国、俄罗斯、法国、捷克等地)，欧洲之外仅美国、阿根廷和中国有分布。

为了对我国古生代昆虫的分类、分布、组成有一个全面的了解，本文就当前我国古生代有翅昆虫的研究状况和存在问题进行了回顾和总结，并对已发表属种进行了整理汇总。

1 研究简史

世界最早的关于古生代昆虫的研究见于 19 世纪 30 -40 年代。20 世纪初 Handlirsch 综合了当时已知的所有记录的化石昆虫，出版了巨著《Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der Rezenten Formen》(Handlirsch，1906)。20 世纪末，Carpenter 完成了《Treatise on Invertebrate Palaeontology》中的昆虫部分，对包括古生代昆虫在内的全世界化石昆虫进行了系统的归类与记述(Carpenter，1992)。

我国学者开展古生代昆虫研究的时间较晚，最早是林启彬先生于 1978 年报道了采自二叠系地层中的昆虫，开启了我国关于古生代昆虫研究的序幕。20 世纪 80 年代，林启彬先生、洪友崇先生、谭娟杰先生等相继报道了一些采自我国的古生代昆虫。在 20 世纪末期，研究近乎停滞。直到最近的 10 年，随着祁连山昆虫群的发现和研究工作的开展，陆续有新的成果产生。相关研究简史按类群总结如下，已发表属种详见表 1。

1.1 原蜻蜓总目(Odonatoptera，stem-Odonata)

目前为止我国古生代原蜻蜓总目昆虫已经报道 7 属 7 种，最早的报道来自于洪友崇先生(1985a)描述的采自山西太原上石炭统山西组的石炭窄形脉 *Arctotypus*? *carbonicus*，但标本保存较残破，分类地位(taxonomic position)不够明确。此后发现的化石记录均来自于宁夏中卫，张志军等(Zhang *et al.*，2006)描述了祁连山神州蜓 *Shenzhousia qilianshanensis* Zhang *et* Hong，2006，Ren 等(2008)发表了 *Sinomeganeura huangheensis*，之后 Su 等(2012)发表了 *Paragilsonia orientalis* Zhang，Hong *et* Su，2012 和 *Sinierasiptera jini* Zhang，Hong *et* Su，2012。Li 等(2013)发表了 *Sylphalula laliquei* 和 *Aseripterella sinensis*，并对之前发表的属种做了全面回顾，对部分属种分类地位进行了调整。认为属 *Sinomeganeura* Ren，Nel *et* Prokop，2008 应归入属 *Oligotypus* Carpenter，1931，并将 *Tupus readi* Carpenter，1933 归入神州蜓属。认为单型属 *Paragilsonia* Zhang，Hong *et* Su，2012 是属 *Tupus* Sellards，1906 的同物异名，认为单型属 *Sinierasiptera* Zhang，Hong *et* Su，2012 是属 *Erasipterella* Brauckmann，1983 的同物异名。目前为止我国二叠系地层还未见原蜻蜓总目昆虫的报道。

1.2 巨古翅目(Megasecoptera)

也称疏翅目(洪友崇，1985a)，是昆虫纲一绝灭类群，出现于石炭纪晚期至二叠纪晚期。我国最早的报道来自于洪友崇先生发表的采自山西上石炭统及下二叠统地层中的 4 属 5 种(洪友崇，1985a，1985b)。此后在祁连山昆虫群也有发现，但相关研究还在整理之中。

1.3 古网翅目(Palaeodictyoptera)

是晚古生代比较多样且特化的类群，在二叠纪末期灭绝。我国最早的报道来自于洪友崇(1985a)描述的采自山西太原上石炭统山西组的七里沟古脉 *Palaeoneura qiligouensis*，此后中国学者又相继报道了采自宁夏中卫的两种古网翅昆虫：*Namuroningxia elegans* 和 *Sinodunbaria jarmila* (Prokop and Ren，2007；Li *et al.*，2013)。

1.4 透翅目(Diaphanopterodea)

透翅目昆虫是一类生存于石炭纪至二叠纪的绝灭昆虫。我国最早关于透翅目昆虫的报道来自于谭娟杰(1980)，采自内蒙古乌拉尔苏沟二叠系地层中，标本为一块残破前翅，只有中部翅脉可见，从现有脉序结构上判断，并未发现典型的透翅目昆虫特征。洪友崇(1995)在第八届太平洋科学大会上报道了数种透翅目昆虫，之后由 Peng 等(2005)整理发表，文中依据采自宁夏中卫石炭纪时期的一批昆虫前翅标本建立了透翅目 1 新科，包括 4 新属、9

表 1　中国已发现古生代化石昆虫名录

Table 1　A check list of Palaeozoic insects found in China

目(总目) Order (Superorder)	属 Genera	种 Species	分布 Distribution	地质年代 Geological age	层位 Geological horizon	参考文献 References
原蜻蜓总目 Odonatoptera	*Arototypus* Martynov, 1931	*A.* ? *carbonicus* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985a
	Shenzhousi Zhang *et* Hong, 2006	*S. qilianshanensis* Zhang *et* Hong, 2006	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Zhang *et al.*, 2006
	Oligotypus Carpenter, 1931	*O. huangheensis* Ren *et al.*, 2008	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Ren *et al.*, 2008
	Tupus Sellards, 1906	*T. orientalis* Zhang, Hong *et* Su, 2012	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Su *et al.*, 2012
	Erasipterella Brauckmann, 1983	*E. jini* Zhang, Hong *et* Su, 2012	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Su *et al.*, 2012
	Aseripterella Li *et al.*, 2013	*A. sinensis* Li *et al.*, 2013	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Li *et al.*, 2013
	Sylphalula Li *et al.*, 2013	*S. laliquei* Li *et al.*, 2013	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Li *et al.*, 2013
巨古翅目 Megasecoptera	*Sunohymen* Hong, 1985	*S. xishanensis* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985a
	Palaeohymen Hong, 1985	*P. shanxiensis* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
		P. renmazhuangensis Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Sinohymen Hong, 1985	*S. gancaoshanensis* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Anthohymen Hong, 1985	*A. hejinensis* Hong, 1985	山西 Shanxi	P_1	石盒子组 Shihezi F.	洪友崇, 1985b
古网翅目 Palaeodictyoptera	*Palaeoneura* Hong, 1985	*P. qiligouensis* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985a
	Namuroningxia Prokop *et* Ren, 2007	*N. elegans* Prokop *et* Ren, 2007	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Prokop and Ren, 2007
	Sinodunbaria Li *et al.*, 2013	*S. inodunbaria jarmila* Li *et al.*, 2013	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Li *et al.*, 2013
蜚蠊目 Blattodea	*Cubitoblatta* Lin, 1978	*C. fidelis* Lin, 1978	贵州 Guizhou	P_2	宣威组 Xuanwei F.	林启彬, 1978
		C. concina Lin, 1978	云南 Yunnan	P_2	宣威组 Xuanwei F.	林启彬, 1978
	Phyloblatta Handlirshc, 1906	*P. parviradia* Lin, 1988	河南 Henan	P_1	石盒子组 Shihezi F.	林启彬和梁湘沅, 1988
		P. xiangningensis Hong, 1980	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1980
		P. sinica Hong, 1980	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1980
		P. rara Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985a
		P. rigida Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
		P. lobata Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
		P. vatiata Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b

续表 1 Table 1 continued

目(总目) Order (Superorder)	属 Genera	种 Species	分布 Distribution	地质年代 Geological age	层位 Geological horizon	参考文献 References
		P. extensa Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
		P. scabrata Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Metaxyblatta Handlirsch, 1906	*M. gancaoshanensis* Hong, 1980	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1980
	Shanxiblatta Hong, 1980	*S. striata* Hong, 1980	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1980
		S. suni Hong, 1980	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1980
	Paucineura Hong, 1980	*P. hsui* Hong, 1980	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1980
	Aissoblatta Handlirsch, 1904	*A. brachyna* Lin, 1985	河南 Henan	P_1	石盒子组 Shihezi F.	林启彬, 1985
	Sardyoblatta Zalessky, 1928	*S. pectinata* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985a
		S. xishanensis Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
		S. lata Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Qilianiblatta Zhang *et al.*, 2012	*Q. namurensis* Zhang *et al.*, 2012	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Zhang *et al.*, 2012
	Kinklidoblatta Handlirsch, 1906	*K. youhei* Wei *et al.*, 2013	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Wei *et al.*, 2013
	Palaeocicadopsis Tan, 1980	*P. chinensis* Tan, 1980	内蒙古 Inner Mongolia	P	–	谭娟杰, 1980
	Hsuopterites Hong, 1983	*H. rotundus* Hong, 1983	陕西 Shaanxi	C_2	太原组 Taiyuan F.	洪友崇, 1983
	Sibiroblatta Hong, 1985	*S. lenticulata* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Tomacblatta Hong, 1985	*T. reticulata* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
		T. bifurcullata Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Xenoblatta Hong, 1985	*X. longa* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Liroblatta Hong, 1985	*L. internata* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
古直翅总目 Archaeorthoptera	*Sinopteron* Prokop *et* Ren, 2007	*S. huangheense* Prokop *et* Ren, 2007	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Prokop and Ren, 2007
	Chenxiella Liu *et al.*, 2009	*C. liuae* Liu *et al.*, 2009	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Liu *et al.*, 2009
	Longzhua Gu *et al.*, 2011	*L. loculata* Gu *et al.*, 2011	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Gu *et al.*, 2011
	Miamia Béthoux *et al.*, 2012	*M. maimai* Béthoux *et al.*, 2012	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Béthoux *et al.*, 2012b
	Xixia Gu *et al.*, 2013	*X. huban* Gu *et al.*, 2013	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Gu *et al.*, 2013
	Heterologus Béthoux *et al.*, 2012	*H. duyiwuer* Béthoux *et al.*, 2012	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Béthoux *et al.*, 2012a
	Yinpingia Lin, 1982	*Y. caesio* Lin, 1982	安徽 Anhui	P_1	孤峰组 Gufeng F.	林启彬, 1982
	Sinoedischia Hong, 1985	*S. carbonica* Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
		S. granulata Hong, 1985	山西 Shanxi	C_2	山西组 Shanxi F.	洪友崇, 1985b
	Pinegia Hong, 1985	*P. meidigouensis* Hong, 1985	山西 Shanxi	P_1	石盒子组 Shihezi F.	洪友崇, 1985b

续表 1　Table 1 continued

目(总目) Order (Superorder)	属 Genera	种 Species	分布 Distribution	地质年代 Geological age	层位 Geological horizon	参考文献 References
蛩蠊目 Grylloblattodea	*Sinonamuropteris* Peng *et al.*, 2005	*S. ningxiaensis* Peng *et al.*, 2005	宁夏 Ningxia	C2	土坡组 Tupo F.	Peng *et al.*, 2005
襀翅目 Plecoptera	*Gulou* Béthoux *et al.*, 2011	*G. michi* Béthoux *et al.*, 2011	宁夏 Ningxia	C_2	土坡组 Tupo F.	Béthoux *et al.*, 2011
同翅目 Homoptera	*Scopiprosbole* Lin, 1982	*L. caespis* Lin, 1982	安徽 Anhui	P_2	龙潭组 Longtan F.	林启彬, 1982
	Rhipiscytina Lin, 1982	*R. brimis* Lin, 1982	江苏 Jiangsu	P_2	龙潭组 Longtan F.	林启彬, 1982
	Furcascytina Lin, 1982	*F. radia* Lin, 1982	江苏 Jiangsu	P_2	龙潭组 Longtan F.	林启彬, 1982
鞘翅目 Coleoptera	*Dikerocoleus* Lin, 1982	*D. divisus* Lin, 1982	安徽 Anhui	P_2	龙潭组 Longtan F.	林启彬, 1982
未定目 Incertae sedis	*Sunopterites* Hong, 1983	*S. hejinensis* Hong, 1983	山西 Shanxi	P_1	石盒子组 Shihezi F.	洪友崇, 1983
	Wulasua Tan, 1980	*W. maculata* Tan, 1980	内蒙古 Inner Mongolia	P	–	谭娟杰, 1980

–：地层层位不明 Geological horizon not clear；C：石炭纪 Carboniferous；C_2：晚石炭世 Late Carboniferous；P：二叠纪 Permian；P_1：早二叠世 Early Permian；P_2：晚二叠世 Late Permian；F.：组 Formation.

新种。但之后被学者证实上述所谓透翅目昆虫，应归为蛩蠊目(Cui *et al.*, 2011)。因此目前为止，还未有确切的证据表明在我国有透翅目昆虫的记录。

1.5　蜚蠊目(Blattodea)

蜚蠊目昆虫是晚古生代有翅昆虫的一优势类群，丰富度和分异度均较高，在我国石炭系、二叠系地层中也较为常见，截止目前共描述 15 属 28 种。最早的报道来自于林启彬先生(1978)描述的采自贵州纳雍马中岭上二叠统宣威组的真肘蜚蠊 *Cubitoblatta fidelis* 和采自云南富源庆云上二叠统宣威组的 *Cubitoblatta concina*。此后，林启彬先生又分别发表了采自河南禹县二叠纪时期上石盒子组和河南巩县下石盒子组的两种蜚蠊：短翅艾斯蜚蠊 *Aissoblatta brachyna* 和寡径族蠊 *Phyloblatta parviradia*(林启彬, 1985；林启彬和梁湘沅, 1988)。洪友崇(1980)依据采自山西乡宁县上石炭统山西组的蜚蠊标本，描述鉴定 4 属 6 种：乡宁族蠊 *P. xiangningensis*、中国石炭族蠊 *P. sinica*、甘草山间蠊 *Metaxyblatta gancaoshanensis*、脊纹山西蠊 *Shanxiblatta striata*、孙氏山西蠊 *S. suni* 和许氏稀脉原蠊 *Paucineura hsui*。其后，洪友崇(1985a, 1985b)又报道了大量采自山西山西组的蜚蠊目昆虫，依据前翅标本描述 7 属 15 种，并对仅以后翅进行分类建立的属种存在的问题进行了探讨，认为过多分类对分类工作产生了较大影响。而洪友崇(1983)报道的 *Hsuopterites rotundus* 从脉序上看应属于蜚蠊目而不是准襀翅目。随着近些年对祁连山昆虫群的进一步研究，又报道了两种采自宁夏中卫的蜚蠊：纳缪尔祁连蠊 *Qilianiblatta namurensis* (Zhang *et al.*, 2012) 和 *Kinklidoblatta youhei* (Wei *et al.*, 2013)。Zhang 等(2012)在文中对早期蜚蠊目昆虫形态演化进行了讨论，并认为具有发育的翅的蜚蠊形昆虫可能早在泥盆纪时期就已经出现。

1.6　古直翅总目(Archaeorthoptera)

这一总目包括了“直翅类”昆虫当中的现生直翅目(Orthoptera)和已绝灭的华脉目(Caloneurodea)、巨翅目(Titanoptera)、Geraridae 以及原直翅目(Protorthoptera)中的部分类群。我国古生代古直翅总目昆虫主要发现于祁连山昆虫群，且物种多样性和个体数量都较丰富，在华东地区二叠系地层有少量发现。目前共发表 9 属，10 种。最早研究来自于林启彬(1982)报道的采自安徽巢县下二叠统的直翅目 Tcholmanvissidae 科的 1 新属种——灰色银屏螽 *Yingpingia caesio*，洪友崇(1985b)报道了采自山西上石炭统 Oedischiidae 科 1 属 2 种和下二叠统 Tcholmanvissidae 科 1 属 1 种。在此后的 20 多年里未有新的发现，直至 Prokop 和 Ren(2007)基于 1 个前翅标本发表的属种 *Sinopteron huangheense*，此后刘玉双等(Liu *et al.*, 2009)报道了 1 属种 *Chenxiella liuae*。但上述研究普遍存在的问题是仅仅基于单个前翅或后翅标本建立新属种，忽视了古生代昆虫前后翅存在的脉序变异等因素

(*Gu et al.*, 2011)。之后顾俊杰、Béthoux 等又对祁连山昆虫群的大量标本进行了研究，基于大样本建立4属4种——多室龙爪螽 *Longzhua loculata*、寡异螽 *Heterologus duyiwuer*、隐脉麋螽 *Miamia maimai* 和虎斑西夏螽 *Xixia huban*，并详细地统计、讨论了同种个体间乃至同一个体左右翅之间的脉序变异情况，认为部分纵脉的融合情况，纵脉间的相对位置、次级支脉的分支数量等在多数情况下视为种内的差异更为合理(Gu *et al.*, 2011, 2013; Béthoux *et al.*, 2012a, 2012b)。

1.7 蛩蠊目(Grylloblattida)

现生蛩蠊是一小目，已知仅1科5属29种(Bai *et al.*, 2010)。但该类群在古生代却十分繁盛，最早的蛩蠊目昆虫可追溯到3亿年前的石炭纪(Storozhenko, 1997; Aristov and Zessin, 2009; Cui *et al.*, 2011)。我国目前最早的也是唯一的蛩蠊目化石是发现于宁夏中卫石炭纪时期的宁夏纳缪尔翅蠊 *Sinonamuropteris ningxiaensis* Peng, Hong *et* Zhang, 2005。Cui 等(2011)在观察大量标本的基础上，认为 Peng 等(2005)所建立的透翅目9新种并不成立，且应归属为蛩蠊目，文中所提到的属种间差异如 RP, M, CuA 的分支数等，经过对新发现的大量标本，特别是保存左右翅标本的验证，应视为种内差异更为合理。

1.8 襀翅目(Plecoptera)

Béthoux 等(2011)发现并报道了世界上最早的襀翅目昆虫卡氏古蝼 *Gulou carpenter*，印证了学术界对襀翅目昆虫起源时间的推测。标本同样采自于宁夏中卫石炭系地层。

1.9 同翅目(Homoptera)

谭娟杰(1980)将采自内蒙古乌拉尔苏沟二叠系地层中的一块昆虫翅标本鉴定为同翅目1新属种，但后来被证实为蜚蠊后翅(Wang *et al.*, 2006)。而我国最早的确切的同翅目化石昆虫发现于华东地区，林启彬(1982)描述了采自安徽铜陵上二叠统龙潭组的簇状帚形结蝉 *Scopoprosbole caespis*，江苏二叠系的大扇革翅蝉 *Rhipiscytina brimis* 以及江苏武进上二叠统龙潭组的放射状叉脉革翅蝉 *Furcascytina radia*。

1.10 鞘翅目(Coleoptera)

林启彬(1982)报道了鞘翅目1新属种——裂翅双角甲 *Dikerocoleus divisus*，时代为晚二叠世，这是目前我国古生代地层中发现的唯一鞘翅目昆虫。

1.11 分类地位未定

除此之外，谭娟杰(1980)与洪友崇(1982)还分别描述了2属种——*Wulasua maculate* Tan, 1980 和 *Sunopterites hejinensis* Hong, 1983，依据脉序可以判断它们属多新翅类昆虫无疑，但由于材料保存状况不佳，其确切分类地位尚存疑。

2 化石的产地和地质时代

我国发现古生代昆虫化石的产地主要包括宁夏中卫、山西太原及晋西南地区、陕西澄城、河南巩县、禹县、内蒙古、贵州西部、云南富源、安徽铜陵、江苏武进等9个省区。分布时代为石炭纪晚期到二叠纪晚期。目前为止，我国还未在早石炭世或者更早的地层中发现昆虫化石。

从空间分布来看，我国古生代昆虫分布不均衡，已发现的古生代昆虫多数来自北方，尤其以宁夏和山西发现数量最多，两地共计报道49种，占我国已发表物种的80%(图1: A)。而南方地区发现较少，这与我国北方石炭系、二叠系地层发育相对较好有一定关系。其中最重要的产地为：发现于宁夏中卫常乐镇下河沿村香山的祁连山昆虫群，该产地是一套以薄层黑色页岩、炭质页岩为主的海陆交互相沉积地层，时代约为晚石炭世(Namurian B/C 期)(Zhang *et al.*, 2012)，目前已发现数千块昆虫化石标本；以及广泛分布于山西境内和与河南北部接壤地区的山西组的山西昆虫群，时代约为晚石炭世，稍晚于祁连山昆虫群。而二叠纪昆虫多发现于西南和华东地区。从时间分布来看，我国已发现的古生代昆虫化石的主要来自于石炭纪时期，共47种，约占总数的77%。而来自二叠纪的昆虫只有14种，其中早二叠世有5种(图1: B)。

3 我国古生代昆虫群特征

通过现有的研究我们可以发现，石炭纪时期我国有翅昆虫已经高度分异，目前为止我国古生代昆虫已发表46属61种，隶属9目(总目)(表1)。从图1(C)的统计中可见蜚蠊目昆虫最为繁盛，多样性、丰富度均较高，古直翅总目和原蜻蜓总目次之。其中蜚蠊目共发现15属28种，分布较广，但其中大多数属种来自于山西昆虫群，占到了总物种数的71%。当然可能存在一些属种为同物异名的情况，但不影响对其多样性以及丰富度的判断。古

直翅总目共发现描述 9 属 10 种，分布主要集中在宁夏中卫祁连山昆虫群，此外还有大量属种正在研究当中。原蜻蜓总目共发现描述 7 属 7 种，不但物种多样性较高，形态差异也较明显，如体型最大前翅长超过 160 mm，最小者仅约 30 mm 左右。而古网翅目、巨古翅目、同翅目、鞘翅目丰富度均较低。

在已发现的化石产地中，祁连山昆虫群和山西昆虫群最具研究价值和代表性，其地质年代处在有翅昆虫演化的重要时期——石炭纪中晚期。前者是我国古生代昆虫物种多样性最丰富的昆虫群，目前已报道 18 属 18 种，隶属于 6 个目(总目)。从已报道的原蜻蜓总目、古直翅总目、蛩蠊目、襀翅目、蜚蠊目、古网翅目等来看，其翅脉结构兼具一些更原始的特征和与北美 Westphalian 期昆虫类群相似的较为进化的特征，同时与北美和欧洲等晚石炭世昆虫群亦有明显区别。该昆虫群的组成也较为独特，以古直翅昆虫为主。在已发现的标本中，古直翅昆虫数量接近 2/3，而在欧美同时期其他昆虫群中个体数量巨大的、占具优势地位的蜚蠊目昆虫，在该昆虫群则十分稀少，目前只报道 2 种，且标本数量也很少。原蜻蜓总目昆虫物种多样性丰富，作为捕食者在体型上也表现出较大差异，而该昆虫群还生活着大量的体型微小的蛩蠊目、襀翅目昆虫、以及稍大型的古直翅昆虫，这些都可能作为它们充足的食物来源，而多数古直翅昆虫自身也是捕食性昆虫，这无疑反映了该昆虫群存在较为复杂的食物网关系(Li *et al*., 2013)。山西昆虫群则表现出了与祁连山昆虫群截然不同的组成特点。该昆虫群以蜚蠊目昆虫为优势类群，不但个体数量众多，物种多样性也十分丰富，伴有少量古翅类和直翅目昆虫，在已发现的昆虫中，蜚蠊目占 67%，处于绝对优势地位，巨古翅目次之，报道了 4 属 5 种。整体组成特点与多数石炭纪昆虫群相似。

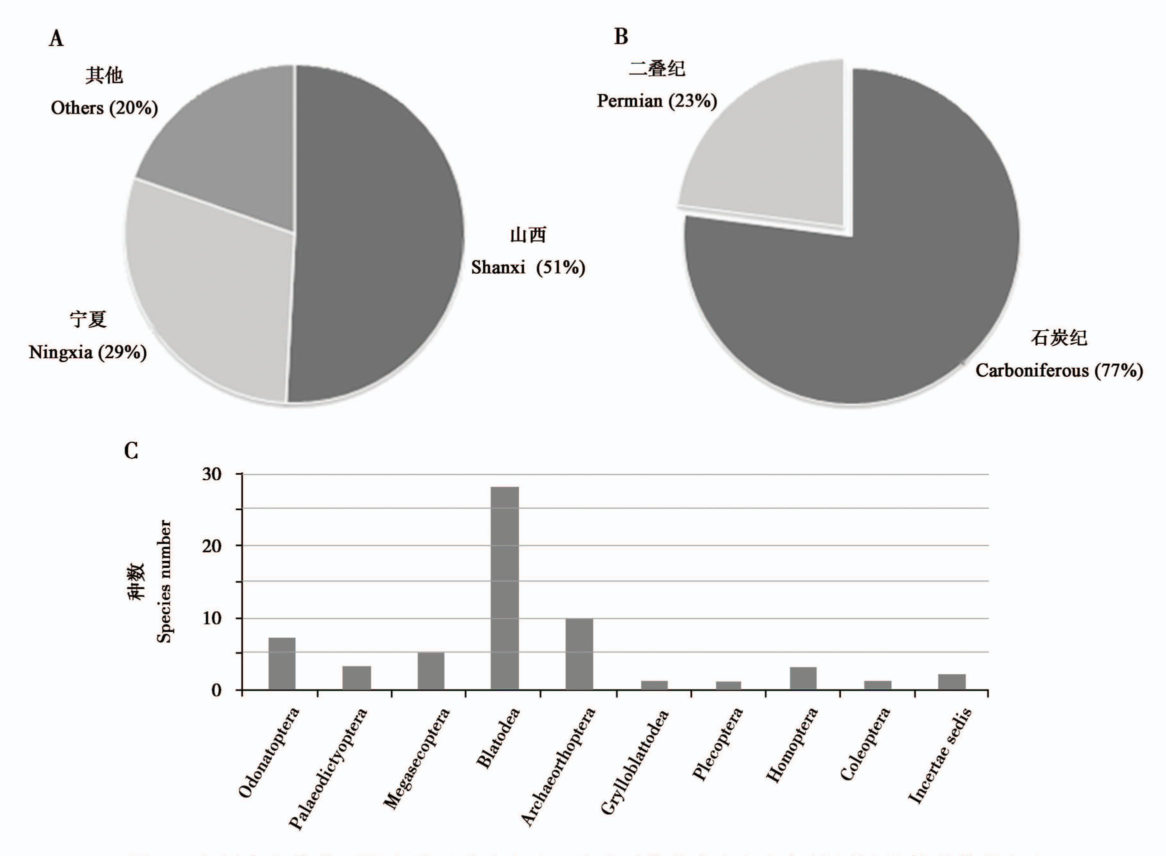


图 1　中国古生代化石昆虫地区分布(A)、地质时代分布(B)和各目(总目)物种数量(C)

Fig. 1　The distribution of districts (A), geological age (B), and species number of each order (superorder) (C) of Palaeozoic insects in China

通过上述统计和分析，我国古生代昆虫群具有以下主要特征：

（1）我国石炭纪时期，古翅类、新翅类昆虫均已出现，且古翅类中原蜻蜓总目已经表现出较高的物种多样性。而新翅类昆虫以蜚蠊目和直翅目为优势类群，多样性高且分布较广，并发现了目前为止最早的襀翅目昆虫。

（2）二叠纪化石昆虫发现较少且分布较分散，同翅目以及鞘翅目昆虫在二叠纪开始出现，蜚蠊目、古网翅目、原蜻蜓总目、襀翅目昆虫在二叠纪暂时未有记录。

（3）不同昆虫群之间物种组成特点差异明显。

（4）石炭纪昆虫特征独特，反映了有翅昆虫演化的重要过渡阶段。

4 问题和展望

4.1 对脉序差异的认识

在早期研究中由于标本数量以及研究习惯等原因，大多基于单个或残缺的标本建立新属种甚至更高的分类阶元，没有充分考虑到古生代昆虫的复杂性、脉序的变异性、化石昆虫形态结构的不完整性以及部分由地质原因造成的翅脉机械形变等因素。这导致所建立的一些属种无法验证，产生了不少的同物异名。因此如何有效地避免此类问题，对合理清晰地认识早期昆虫面貌和演化有着至关重要的意义。顾俊杰、崔莹莹、李永军、Béthoux 等学者在近年的研究中逐步对不同类群种间以及种内个体间脉序的差异性进行了大量的统计和分析讨论，认为在古直翅总目、蜚蠊目、原蜻蜓总目、襀翅目等类群种内在体型大小，脉序上均存在不同程度的变异，如支脉的分支数、相邻纵脉的融合情况、纵脉的分支类型等等。而这样的变异在以往的研究中往往被用作属种间的差异，甚至用来区分科级阶元（Cui *et al*., 2011；Gu *et al*., 2011；Li *et al*., 2013）。因此笔者认为，经过这样长期地、大量细致地脉序差异的数据统计积累、认识及分析有助于在古昆虫分类工作中，特别是在古生代昆虫中更为合理、有效地进行分类及鉴定工作，避免无效属种的大量产生，为逐步建立更加完善的分类体系提供系统的资料。

4.2 支序系统学的应用

从目前的古生代昆虫研究来看，多数工作集中在对发现标本形态结构的描述和分类地位的鉴定，对各类群系统发育关系以及演化历程的考虑还不多。虽然昆虫化石形态结构保存有一定的局限性，很多特征不够完整，通过支序系统学相关理论和软件进行分析还存有一定难度，但近些年的研究已经表明，根据化石材料所保存的有限特征进行的支序系统学分析，在一定程度上是可以反映其系统发育及演化关系问题（Béthoux and Nel, 2002；Solodovnikov *et al*., 2012；Yao *et al*., 2012）。

4.3 功能形态的研究

多新翅类（Polyneoptera）化石昆虫的分类主要以翅（脉序）的形态作为主要的鉴定特征，但这并不意味着其他形态结构不重要。但就现有的研究来看，对翅以外的形态结构的描述不多，一方面与大量标本只保存翅有关，但也存在有些具有头、足、腹部等身体结构的标本没有得到重视或者细致描述的情况。然而对化石昆虫身体结构了解的越多、越全面，就越有利于建立起与现生昆虫的对应关系，就越有利于学者对一些性状演化及功能的思考。此外在最近的十年里，显微 CT、形态三维重建等新的研究方法和技术已应用到化石研究中。如利用 CT、电镜扫描等技术对石炭纪多新翅类昆虫的幼虫口器、触角等形态结构进行的研究（Garwood and Sutton, 2010；Garwood *et al*., 2012）。因此随着新技术的产生与应用，更多地、细致地对一些重要的形态结构及其功能的研究将成为现今化石昆虫研究的重要一环。

4.4 慎立高级分类阶元

对高级分类单元的建立应该更加慎重。早期有翅昆虫很多未能逃过二叠纪的生物大灭绝，如古网翅总目、原蜻蜓总目、古直翅总目中的很多类群，与现代昆虫很难建立起对应关系。而在以往国内外古昆虫的研究中，建立了大量科级、目级阶元，而这些高级阶元有相当一部分在随后的研究中又不断的被调整、合并、修订甚至否定，给之后的分类以及系统学研究造成了一些不便。因此在不成熟的条件下，在样本较小、特征不够全面的情况下，如果过多地建立高级分类单元（科级，目级）不利于对早期昆虫系统发育关系的研究，反而容易造成不必要的混乱，加大研究难度。

致谢 感谢法国自然历史博物馆 Olivier Béthoux 博士、北京自然博物馆王莹博士、首都师范大学崔莹莹博士以及中山大学李永军博士提供的文献帮助及讨论。

参考文献（References）

Aristov D, Zessin W, 2009. *Mallorcagryllus hispanicus* n. gen. *et* sp. – a new grylloblattid (Insecta: Grylloblattida: Blattogryllidae) from the Buntsandstein of the island of Mallorca, Spain. *Virgo*, *Mitt. Entomol. Ver. Mecklenburg.*, 12(1): 30–34.

Bai M, Jarvis K, Wang SY, Song KQ, Wang YP, Wang ZL, Li WZ, Wang W, Yang XK, 2010. A second new species of ice crawlers from China (Insecta: Grylloblattodea), with thorax evolution and the prediction of potential distribution. *PLoS ONE*, 5(9): e12850.

Béthoux O, Cui Y, Kondratieff B, Stark B, Ren D, 2011. At last, a Pennsylvanian stem-stonefly (Plecoptera) discovered. *BMC Evol. Biol.*, 11: 248.

Béthoux O, Gu JJ, Ren D, 2012a. A new Upper Carboniferous stem-orthopteran (Insecta) from Ningxia (China). *Insect Sci.*, 19: 153–158

Béthoux O, Gu JJ, Yue YL, Ren D, 2012b. *Miamia maimai* n. sp., a new Pennsylvanian stem-orthopteran insect, and a case study on the application of cladotypic nomenclature. *Fossil Rec.*, 15(2): 103–113.

Béthoux O, Nel A, 2002. Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister group. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. *Zootaxa*, 96: 1–88.

Brauckmann C, Schneider J, 1996. Ein unter-karbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitzsch (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). *Neues Jahrb. Geol. Palaontol. Monatsh.*, 1: 17–30.

Carpenter FM, 1992. Treatise on Invertebrate Palaeontology. Pt. R. Arthropoda 4. Vol. 3. Superclass Hexapoda. Geological Society of America, Boulder, Colorado, and University of Kansas, Lawrence, Kansas. 655 pp.

Cui Y, Béthoux O, Ren D, 2011. Intraindividual variability in Sinonamuropteridae forewing venation (Grylloblattida; Late Carboniferous): taxonomic and nomenclatural implications. *Syst. Entomol.*, 36: 44–56.

Engel MS, Grimaldi DA, 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature*, 427: 627–630.

Garrouste R, Clément G, Nel P, Engel MS, Grandcolas P, D'Haese C, Lagebro L, Denayer J, Gueriau P, Lafaite P, Olive S, Prestianni C, Nel A, 2012. A complete insect from the Late Devonian period. *Nature*, 488: 82–85.

Garwood R, Ross A, Sotty D, Chabard D, Charbonnier S, Sutton M, Withers PJ, 2012. Tomographic reconstruction of neopterous Carboniferous insect nymphs. *PLoS ONE*, 7(9): e45779.

Garwood R, Sutton M, 2010. X-ray micro-tomography of Carboniferous stem-Dictyoptera: new insights into early insects. *Biol. Letters*, 6(5): 699–702.

Grimaldi D, Engel MS, 2005. Evolution of Insects. Cambridge University Press, New York, USA. 733 pp.

Gu JJ, Béthoux O, Ren D, 2011. *Longzhua loculata* n. gen. n. sp., one of the most completely documented Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta; Ningxia, China). *J. Paleontol.*, 85(2): 303–314.

Gu JJ, Béthoux O, Ren D, 2013. A new cnemidolestodean stem-orthopteran insect from the Late Carboniferous of China. *Acta Palaeontol. Pol.*, http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0204

Handlirsch A, 1906. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. W. Engelmann, Leipzig. 1430 pp.

Hong YC, 1980. New findings of Late Palaeozoic insects from Shanxi. *Geol. Rev.*, 26(2): 89–95. [洪友崇, 1980. 山西晚古生代昆虫的新发现. 地质论评, 26(2): 89–95]

Hong YC, 1983. Two new fossil genera of Paraplecoptera (Insecta) in China. *Acta Palaeontol. Sin.*, 22(3): 359–362. [洪友崇, 1983. 准襀翅目(昆虫纲)的新属种. 古生物学报, 22(3): 359–362]

Hong YC, 1985a. New fossil genera and species of Shanxi Formation in Xishan of Taiyuan. *Entomotaxonomia*, 7(2): 83–91. [洪友崇, 1985a. 太原西山山西组昆虫化石新属种. 昆虫分类学报, 7(2): 83–91]

Hong YC, 1985b. Palaeontological Atlas of North China. Vol. 1. Paleozoic. Geological Publishing House, Beijing. 492–510. [洪友崇, 1985b. 华北地区古生物图册(一)古生代分册. 北京: 地质出版社. 492–510]

Hörnschemeyer T, Haug JT, Béthoux O, Beutel RG, Charbonnier S, Hegna TA, Koch M, Rust J, Wedmann S, Bradler S, Willmann R, 2012. Is *Strudiella* a Devonian insect? *Nature*, 488: 82–85

Li YJ, Bethoux O, Pang H, Ren D, 2013. Early Pennsylvanian Odonatoptera from the Xiaheyan locality (Ningxia, China): new material, taxa, and perspectives. *Fossil Rec.*, 16(1): 117–139.

Li YJ, Ren D, Pecharová M, Prokop J, 2013. A new palaeodictyopterid (Insecta: Palaeodictyoptera: Spilapteridae) from the Upper Carboniferous of China supports a close relationship between insect faunas of Quilianshian (northern China) and Laurussia. *Alcheringa*, 37(4): 487–495.

Lin QB, 1978. Upper Permian and Triassic fossil insects of Guizhou. *Acta Palaeotol. Sin.*, 17(3): 313–317. [林启彬, 1978. 贵州上二叠统和三叠系的昆虫化石. 古生物学报, 17(3): 313–317]

Lin QB, 1982. Atlas of Palaeontology from East Region of China. Vol. 2. Later Paleozoic. Geological Publishing House, Beijing. 330–331. [林启彬, 1982. 华东地区古生物图册(二): 晚古生代分册. 北京: 地质出版社. 330–331]

Lin QB, 1985. A new cockroach from the Upper Shihhotse Formation (Upper Permian) in Yu County, Henan Province. *Acta Palaeotol. Sin.*, 24(1): 122–125. [林启彬, 1985. 河南禹县上石盒子组的一种蜚蠊化石. 古生物学报, 24(1): 122–125]

Lin QB, Liang XY, 1988. A Permian cockroach tegmen from Gongxian, Henan, China. *Acta Palaeotol. Sin.*, 27(5): 640–642. [林启彬, 梁湘沅, 1988. 河南巩县二叠纪下石盒子组的一种蜚蠊. 古生物学报, 27(5): 640–642]

Liu Y, Ren D, Prokop J, 2009. Discovery of a new Namurian archaeorthopterid from Ningxia, China (Insecta: Archaeorthoptera). *Zootaxa*, 2032: 63–68.

Peng DC, Hong YC, Zhang ZJ, 2005. Namurian insects (Diaphanopterodea) from Qilianshan Moutains, China. *Geol. Bull. China*, 24(3): 219–234.

Prokop J, Nel A, Hoch I, 2005. Discovery of the oldest known Pterygota in the Lower Carboniferous of the Upper Silesian Basin in the Czech Republic (Insecta: Archaeorthoptera). *Geobios*, 38(3): 383 – 387.

Prokop J, Ren D, 2007. New significant fossil insects from the Upper Carboniferous of Ningxia in northern China (Palaeodictyoptera, Archaeorthoptera). *Eur. J. Entomol.*, 104: 267 – 275.

Ren D, Nel A, Prokop J, 2008. New early griffenfly, *Sinomeganeura huangheensis* from the Late Carboniferous of northern China (Meganisoptera: Meganeuridae). *Insect Syst. Evol.*, 39(2): 223 – 229.

Solodovnikov A, Yue YL, Schomann A, Ren D, 2012. Extinct and extant rove beetles meet in the matrix: early Cretaceous fossils shed light on the evolution of a hyperdiverse insect lineage (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Cladistics*, 1: 1 – 36.

Storozhenko SY, 1997. Classification of order Grylloblattida (Insecta), with description of new taxa. *Far East. Entomol.*, 42: 1 – 20.

Su Y, Zhang ZJ, Hong YC, 2012. Two new ancient griffenflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Ningxia, China. *Insect Syst. Evol.*, 43 (1): 1 – 10.

Tan JJ, 1980. On the Permian Diaphanopterodea and Homoptera of Inner Mongolia, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 5(2): 159 – 164. [谭娟杰, 1980. 内蒙古古生代透翅目及同翅目化石. 动物分类学报, 5(2): 159 – 164]

Wang B, Zhang HC, Fang Y, 2006. Some Jurassic Palaeontinidae (Insecta, Hemiptera) from Daohugou, Inner Mongolia, China. *Paleoworld*, 15: 115 – 125.

Wei D, Béthoux O, Guo Y, Schneider JW, Ren D, 2013. New data on the singularly rare 'cockroachoids' from Xiaheyan (Pennsylvanian; Ningxia, China). *Alcheringa*, 37(4): 547 – 557.

Yao Y, Ren D, Rider DA, Cai W, 2012. Phylogeny of the infraorder Pentatomomorpha based on fossil and extant morphology, with description of a new fossil family from China. *PLoS ONE*, 7 (5): e37289.

Zhang ZJ, Hong YC, Lu LW, Fang XS, Jin YG, 2006. *Shenzhousia qilianshanensis* gen. *et* sp. nov. (Protodonata, Meganeuridae), a giant dragonfly from the Upper Carboniferous of China. *Prog. Nat. Sci.*, 16(3): 328 – 330.

Zhang ZJ, Schneider JW, Hong YC, 2012. The most ancient roach (Blattodea): a new genus and species from the earliest Late Carboniferous (Namurian) of China, with a discussion of the phylomorphogeny of early blattids. *J. Syst. Palaeontol.*, 11 (1): 1 – 14.

(责任编辑: 袁德成)